

УДК 595.3 : 591.557

ОСОБЕННОСТИ ПАЗАРИТИЗМА ВЕСЛОНОГИХ И КОРНЕГОЛОВЫХ РАКОВ

© А. В. Марченков

Проведен анализ термина «мезопаразитизм», предложенного ранее Фейзуллаевым для описания определенного рода пространственных отношений паразита и хозяина. На примере представителей паразитических веслоногих раков доказано, что явление мезопаразитизма реально существует в природе, но не в смысле, предложенном Фейзуллаевым. Дана новая трактовка явления мезопаразитизма, определяемого по следующим критериям.

1. Морфологическое и анатомическое деление тела паразита на две части: эктосому, локализованную во внешней среде (среда второго порядка), и эндосому, локализованную внутри организма хозяина (среда первого порядка).

2. Функциональное деление тела паразита на две части: эндосому, выполняющую трофическую функцию, и эктосому, в которой сосредоточен половой аппарат и выполняющую функцию размножения.

3. Одновременное существование паразита в двух средах при непосредственном влиянии на него этих сред.

Традиционно принято выделять две группы паразитических организмов на основании их пространственных отношений с хозяином. К первой — эктопаразитам относят те организмы, которые обитают «на внешних покровах, на коже, на жабрах» (Догель, 1941, с. 20). Ко второй категории — эндопаразитам относят организмы, живущие «во внутренних полостях, тканях и клетках хозяина» (Догель, 1941, с. 20).

В 1971 г. Фейзуллаев выделил третью категорию — мезопаразитов, к которым он относит «паразитов, места обитания которых связаны с полостями, открывающимися во внешнюю среду» (Фейзуллаев, 1971, с. 1865). К таким местообитаниям, согласно Фейзуллаеву, относятся ротовая, носовая, глазная полости, клоака и др. В качестве примеров такого рода паразитов он называет представителей таких систематических групп, как Trematoda, Monogenoidea, Gamasoidea, Mallophaga и Hirudinea.

Позднее Гусев (Гусев, 1985) подвергает критике такой подход к анализу пространственного распределения паразитов по телу хозяина. Он пишет: «...если принять идею и формулировку Фейзуллаева, то к числу мезопаразитов надо относить обитателей кишечника, легких, мочевого пузыря и мочеточников, зооцецидия, перьевых клещей (они изолированы от внешней среды не менее, чем живущие в желудке или кишке) и т. д. Тогда эндопаразитами следует считать только клеточных и тканевых обитателей. Такая точка зрения более чем сомнительна. Моногенеи, живущие в жаберной, ротовой, носовой полостях, подвержены воздействию факторов внешней среды так же, как обитатели кожи или плавников. К тому же многие из них бывают и на коже, и на жабрах» (Гусев, 1985, с. 12—13). Автор настоящей работы полностью присоединяется к мнению Гусева по данному вопросу.

Среди копеподологов термин «мезопаразиты» впервые был использован Кабатой применительно к представителям сем. Penellidae — паразитам рыб. «Большинство

представителей этого семейства являются мезопаразитами. Их тело, вплоть до полового комплекса и включая его переднюю часть, глубоко проникает в ткани хозяина путем энергичного роста. Каким образом происходит разрушение этих тканей, до сих пор не исследовано. Задний отдел полового комплекса, однако, остается над поверхностью тела хозяина» (Kabata, 1979).¹ Позднее он несколько уточняет значение этого термина: «Мезопаразиты — это веслоногие, которые глубоко погружены в ткани хозяина, но при этом они не теряют своей связи с внешней средой. Хотя в некоторых случаях более половины тела паразита остается во внешней среде, тем не менее эта часть содержит только малую (в морфологическом отношении) часть организма паразита: половой комплекс и остаток абдомена. То, что эта часть достигает гигантских размеров путем метаморфоза, неизбежно при мезопаразитизме» (Kabata, 1982).² Наше понимание явления мезопаразитизма находится несравненно ближе к тому смыслу, который вкладывает в этот термин Кабата, нежели к определению Фейзуллаева. Однако, на наш взгляд, определение Кабаты нуждается в некоторой корректировке, формализации, что и представлено ниже.

Мы можем утверждать, на основании наших и литературных данных (Gotto, Leahy, 1988; Hansen, 1897; Hoeg, Lutzen, 1985; Leigh-Sharpe, 1926; Lutzen, 1964, 1966), что именно среди паразитических веслоногих имеет место явление, при котором паразитические раки, живущие в определенного рода пространственных взаимоотношениях с хозяином, не могут быть отнесены ни к экто-, ни к эндопаразитам. Такого рода отношения мы предлагаем определять следующими 3 критериями (рис. 1).

1. Морфологическое и анатомическое деление тела паразита на две части: эктосому, локализованную во внешней среде (среда второго порядка), и эндосому, локализованную внутри организма хозяина (среда первого порядка).

2. Функциональное деление тела на две части: эндосому, выполняющую трофическую функцию, и эктосому, в которой сосредоточен половой аппарат, выполняющую функцию размножения.

3. Одновременное существование паразита в двух средах (первого и второго порядка), при непосредственном влиянии на него этих сред.

Если вернуться к классическим определениям эктопаразитизма и эндопаразитизма, данным Догелем, то напрашивается вывод, что паразит, находящийся одновременно и внутри организма хозяина, и во внешней среде, и является мезопаразитом.

Типичных мезопаразитов мы нашли пока только среди веслоногих и корнеголовоых раков. К ним, без сомнения, относятся все виды сем. *Herpyllobiidae*, поскольку их анатомия на настоящий момент достаточно хорошо изучена (Lutzen, 1966). Представители же сем. *Phyllodicolidae* и *Chitonophilidae*, 5 родов из сем. *Nicothoidae* (*Aspidocia*, *Cephalorhiza*, *Diexanthema*, *Nicorhiza*, *Rhizorhina*) и *Bradophyla pigmae* могут быть отнесены к мезопаразитам с некоторыми оговорками, так как анатомическое строение этих видов до сих пор не изучено, что, в свою очередь, не позволяет нам говорить об анатомическом подразделении тела паразитов на экто- и эндосому. Все представители отряда *Rhizocephala* являются очень специализированными мезопаразитами.

В качестве хозяев для паразитов, принадлежащих к сем. *Herpyllobiidae* и *Phyllodicolidae*, а также *Bradophyla pigmae*, выступают различные виды многощетинковых червей. Виды сем. *Chitonophilidae* паразитируют на хитонах, а представители сем. *Nicothoidae* — на различных группах высших ракообразных. Корнеголовые в качестве

¹ «Most members of the family are mesoparasitic. Their bodies, up to and including the anterior part of the genital complex, are propelled into the tissues of the host by vigorous growth. The breakdown of these tissues is effected by means not presently understood. The posterior end of the genital complex, however, remains above the surface of the host» (Kabata, 1979, p. 287).

² «A mesoparasite is a copepod that is largely embedded in the tissues of the host but does not lose its contact with the external environment. Although in some instances more than a half of the parasite is exposed, that large portion morphologically constitutes only its small fraction, the genital complex and the vestige of the abdomen. That fraction has reached gigantic dimensions in the course of metamorphosis, inescapable in mesoparasitism» (Kabata, 1982, p. 206).

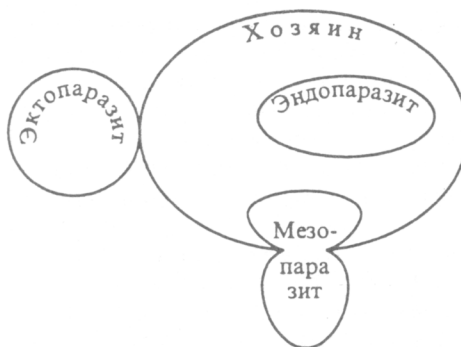


Рис. 1. Схема типов паразито-хозяинных взаимоотношений, определяемых по локализации паразита относительно организма хозяина.

Fig. 1. Scheme showing the types of parasite-host interrelation based on localities of parasites on a host's body.

хозяев используют различные группы ракообразных (в том числе Decapoda, Cirripedia, Cumacea и Ostracoda).

При поверхностном анализе паразитических веслоногих из других групп, таких например как представитель ксеноцеломид *Aphanodomus terebellidis* (Copepoda: Siphonostomatoida: Xenocoelomidae), может возникнуть соблазн отнести и их к мезопаразитам. Однако в действительности это неверно. Такого рода организмы, на наш взгляд, являются типичными, сильно специализированными эндопаразитами, которые решают проблему вывода яиц во внешнюю среду путем прорыва стенки тела хозяина, что является типичной стратегией для многих эндопаразитов из самых разных систематических групп, в том числе и Plathelminthes. Ни о каком подразделении тела на «отделы» в этих случаях речи не идет. Так же как и нельзя говорить, что они одновременно существуют в двух средах, поскольку за границу тела хозяина выводятся только половые продукты паразита.

ТЕНДЕНЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ МЕЗОПАРАЗИТИЗМА

Тот факт, что мезопаразитизм произошел от эктопаразитизма, а не от экто- или эндопаразитизма в различных случаях (согласно Фейзуллаеву), не вызывает у нас сомнений.

Этапы становления и эволюции мезопаразитизма можно проследить на примере морфоанатомических трансформаций в ряду сем. Melinnacheridae—Herpyllobiidae.³ Вероятно, первым шагом на этом пути был гипотетический предок мелиннахерид. Современные представители данного семейства (три вида одного рода) имеют непропорционально маленькую эндосому, в которой располагается только незначительная часть передней кишки с ротовым отверстием (рис. 3, А). У двух видов — *Melinnacheres ergasilioides* и *M. steenstrupi*, чья анатомия была подробно изучена (Bresciani, Lutzen, 1961, 1975), на конце эндосомы открывается ротовое отверстие, ведущее в хорошо развитый кишечник. При этом у *M. steenstrupi* конец эндосомы с ротовым отверстием всегда погружен в крупный кровеносный сосуд жабр, тогда как у *M. ergasilioides* ротовое отверстие всегда открывается только в целомическую полость. Однако в обоих случаях эндосома еще очень слабо развита и практически не выходит за границы внутренней поверхности стенки тела хозяина. На этом этапе мы еще практически не наблюдаем характерного для классических мезопаразитов

³ Сразу оговоримся, что это анализ только и исключительно изменений морфотипических и ни в коей мере не стоит привязывать его к филогении того либо другого семейства.

(в качестве которых мы рассматриваем херпиллобиид) морфологического, анатомического и функционального деления тела. Все органы сосредоточены в эктосоме, которая по размерам значительно превышает эндосому. Кроме того, у *M. ergasilioides* на заднем конце эктосомы еще сохраняется анальное отверстие (т. е. открытая пищеварительная система), чего мы уже не находим среди более эволюционно продвинутых мезопаразитов. Таким образом, следующий этап эволюции мезопаразитизма заключается, по всей вероятности, в проникновении эндосомы в глубь тела хозяина, в увеличении ее размеров и анатомической дифференциации и функциональной специализации отделов тела и внутренних органов паразита (рис. 2, 3).

Более четверти века назад Лютцен, рассуждая аналогичным образом, предложил свой вариант происхождения родов сем. *Herpyllobiidae* от *Melinnacheridae* на основании гомологии деталей строения эктосомы (Lutzen, 1966) (рис. 3).

Приведенная выше схема, по нашему мнению, служит прекрасной иллюстрацией именно самого процесса становления мезопаразитизма, независимо от систематической принадлежности паразитов, и не является напрямую связанной с филогенией той или иной группы.

Другой пример развития мезопаразитических отношений мы можем наблюдать среди представителей сем. *Nicothoidae*. Вероятно, в качестве исходного варианта в этой группе можно рассматривать гипотетического предка, общего для групп родов *Sphaeronella* и *Rhizorhina*. В дальнейшем эволюция этих групп, по-видимому, протекает независимо. Поскольку все представители этого семейства питаются кровью или полостной жидкостью хозяина (о чем говорит строение их ротового аппарата), то следующим этапом эволюции группы родов *Rhizorhina* логично будет считать попытку проникновения под покровы хозяина. Можно предположить, что первый шаг в этом направлении был сделан гипотетическим предком *Nicorhiza*. У современных представителей этого рода имеются небольшие ротовые выросты, погруженные в полость тела хозяина. В то же время в отличие от других современных никотид у никоризы сохраняется несколько редуцированная уросома.

Следующий этап заключается в дальнейшей специализации и совершенствовании эндосомы этих организмов. Простое удлинение ротовых выростов или ротовых корней («oral rootlets») наблюдается у видов рода *Diexanthema*. Последним этапом в становлении мезопаразитизма в этой группе является развитие разветвленной эндосомы, или «rootlet system», как мы это наблюдаем у видов родов *Rhizorhina* и, вероятно, *Aspidoecia* (рис. 4).

В отличие от херпиллобиид образование эндосомы в этой группе происходит за счет гиперразвития лабрума и лабиума (Lincoln, Boxshall, 1983), которые, разрастаясь, проникают в полость тела хозяина. Как было отмечено выше, отнести представителей группы родов *Rhizorhina* к мезопаразитам без всяких оговорок можно будет только после изучения их анатомии, что позволит установить наличие или отсутствие анатомической дифференциации отделов тела и расположения органов у этих паразитов.

К сожалению, до сих пор полностью отсутствует информация по свободноживущей части жизненного цикла мезопаразитов. Однако самые ранние возрастные стадии, найденные на хозяевах (что отмечено для херпиллобиид), в морфологическом отношении полностью соответствуют критериям, характеризующим мезопаразитов. Различия с взрослыми особями заключаются только в размерах и недоразвитой половой системе (Lutzen, 1964). Отсюда следует очень важный вывод: мезопаразитические веслоногие никогда полностью не уходят в глубь тела хозяина, никогда не теряют прямой связи с внешней средой. Они изначально начинают паразитическую часть своего жизненного цикла как мезопаразиты.

В связи с этим огромный интерес представляют корнеголовые раки. С одной стороны, они полностью удовлетворяют критериям мезопаразитизма. Так, их тело отчетливо подразделяется на интерну (эндосому) и экстерну (эктосому). Соответственно первая располагается внутри организма хозяина, содержит пищеварительную систему и выполняет трофическую функцию. Экстерна корнеголовых в отличие от

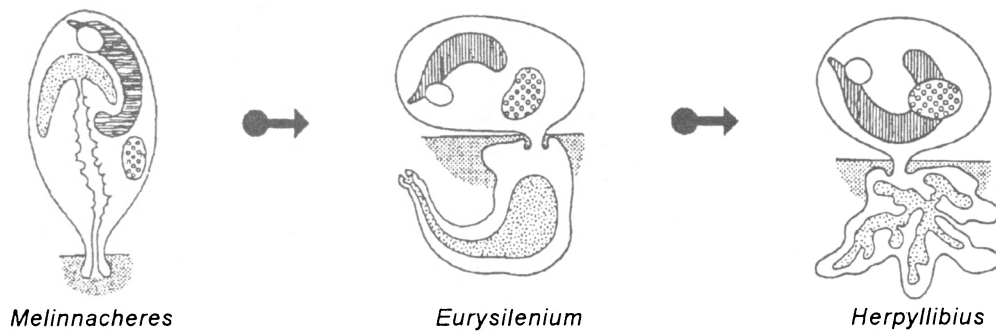


Рис. 2. Схема этапов становления мезопаразитизма (основные морфологические типы на примере родов) среди Herpyllobiidae.

Fig. 2. Scheme showing the steps of mesoparasitism evolution among members of family Herpyllobiidae.

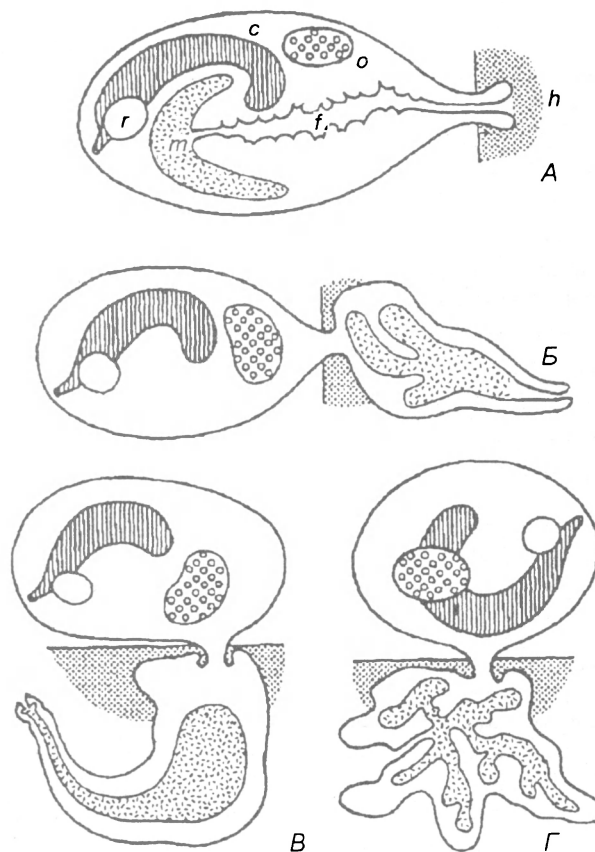


Рис. 3. Схема эволюции сем. Herpyllobiidae по Лютцену (Lutzen, 1966) с изменениями.

A — *Melinnacheres*; Б — гипотетический херпиллобийный предок; В — *Eurysilenium*; Г — *Herpyllobius*: c — цементная железа; f — передняя кишка; h — хозяин; m — средняя кишка; o — яичник; r — семенной пузырек.

Fig. 3. Scheme showing of evolution into of family Herpyllobiidae according to Lutzen (from Lutzen, 1966 with changes).

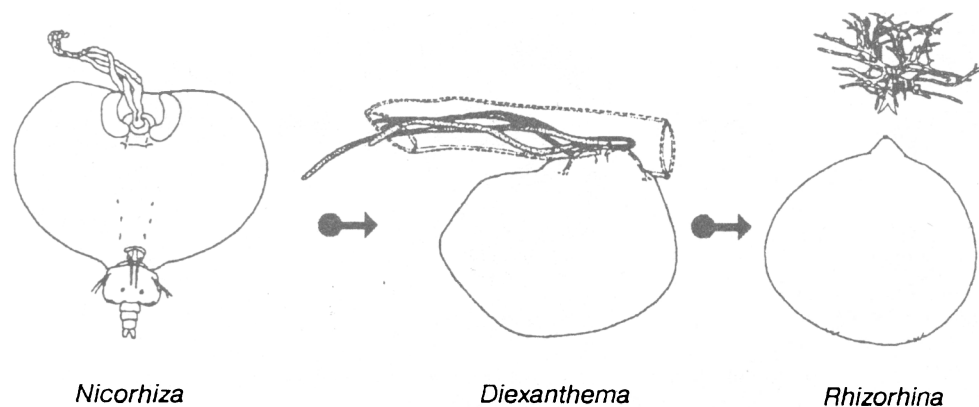


Рис. 4. Схема становления мезопаразитизма (основные морфологические типы на примере родов) в сем. Nicotroidae.

Fig. 4. Scheme showing the steps of mesoparasitism evolution among members of family Nicotroidae.

эктосомы веслоногих существует не постоянно, а образуется в тот момент, когда интерна достигает определенной степени зрелости. Экстерна локализована во внешней среде, содержит половую систему и выполняет функцию размножения. Более того, некоторые представители корнеголовых заходят дальше веслоногих и в плане специализации к мезопаразитическому образу жизни — они напрямую реализуют закон большого числа яиц. Так, например, у *Lernaeodiscus porcellanae* имеет место многократная генерация яиц в течение всей жизни паразита на хозяине.

С другой стороны, в противоположность веслоногим все без исключения корнеголовые начинают паразитическую часть своего жизненного цикла исключительно как эндопаразиты. После оседания женского циприса на хозяина следует линька, в течение которой происходит метаморфоз и образуется дополнительная личиночная стадия — кентрогон.⁴ Внутри кентрогона формируется полый кутикулярный стилет, который впоследствии пронизывает покровы хозяина, и через его полость в гемоцель последнего вводится инвазионное начало. У *Sacculina carcini* это несколько клеток, тогда как у *Lernaeodiscus porcellanae* это всего лишь одна клетка (Hoeg, Lutzen, 1985). В дальнейшем из клеточного материала формируется маленькая интерна, которая через некоторое время прикрепляется к кишечному тракту, откуда она затем начинает разрастаться внутри тела хозяина, в том числе по направлению к тому месту на поверхности его тела, где должна будет появиться экстерна конкретного вида паразита. Все процессы, связанные с размножением и эмбриональным развитием личинок, происходят именно здесь. В мантийную полость экстерны заплывают циприсовидные самцы, здесь же они претерпевают метаморфоз и далее существуют в парных рецептакулах (за исключением *Clistosaccidae*, у которых рецептакулы не парные) в виде сперматогенных клеток. Оплодотворение и эмбриональное развитие происходят в мантийной полости. Вылупившиеся из яиц науплиусы покидают мантийную полость через мантийное отверстие. По завершении такого цикла у видов, способных к многократному размножению, через некоторое время он повторяется. У *Peltogaster paguri* имеют место по крайней мере 3 таких повтора — сначала через 20, а затем еще 2 раза через каждые 10 дней (Hoeg, Lutzen, 1985).

К сожалению, начальные этапы становления мезопаразитизма у корнеголовых остаются нам совершенно неизвестны. Единственный намек на то, что он развивался

⁴ В настоящее время отказались от деления отряда Rhizocephala на два подотряда — Akentrogonida и Kentrogonidae: «Relegation to any of the two suborder depends chiefly on the possession of a special post-cypris stage, the kentrogon, but since its absence has not been proven in the Akentrogonida and it still remains to be observed in the Sylonidae and Clistosaccidae, this subdivision seems premature and should be abandoned.» (Hoeg, Lutzen, 1985, p. 9).

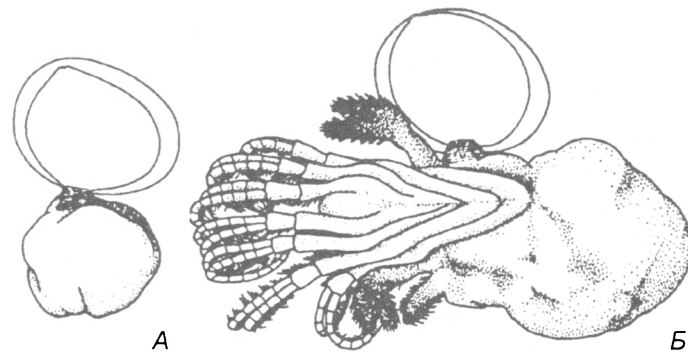


Рис. 5. *Chthamalophilus delagei*, паразит морского желудя *Chthamalus stellatus*.

А — половозрелая самка; Б — половозрелая самка на хозяине (из: Hoeg, Lutzen, 1985 с изменениями).

Fig. 5. *Chthamalophilus delagei*, the parasite of the *Chthamalus stellatus* (from Hoeg, Lutzen, 1985 with changes).

по пути, подобному пути веслоногих, мы видим в том, что *Chthamalophilus delagei*, паразит морского желудя *Chthamalus stellatus*, имеет относительно маленькую, неветвящуюся, округлую интерну, которая располагается между кутикулой и покровным эпителием хозяина (рис. 5). Корнеголовые не идут по истинно эндопаразитическому пути вывода половых продуктов во внешнюю среду. Как уже было отмечено выше, наружу выводятся не оплодотворенные, готовые к развитию яйца (что является правилом для эндопаразитов), но специально приспособленный для привлечения и приема самцов, для сохранения их генетического материала, для оплодотворения и развития яиц отдел тела — экстерна.

Можно предположить, что после того, как мезопаразитические Rhizocephala достигли эволюционного уровня *Herpyllobius* и *Rhizorhina*, они не остановились на достигнутом, но сделали большой эволюционный скачок (близкий по значимости к ароморфозу). Корнеголовые приобрели дополнительную стадию развития (кентрогон) и способность к глубокому метаморфозу. Это позволило им не только целиком уйти глубоко внутрь тела хозяина (т. е. избежать прямого воздействия внешней среды на большем протяжении паразитической части жизненного цикла), но и практически полностью использовать ресурсы чужого организма, что, в свою очередь, обусловило значительное увеличение репродуктивного потенциала. Они возвращаются к классическому морфотипу мезопаразита с эндосомой (интерной) и эктосомой (экстерной) только на период размножения.

Несомненно, что мезопаразитизм возник совершенно независимо, но эволюционировал сходным образом среди веслоногих и корнеголовых. Это еще раз подтверждает реальность существования такого явления в природе.

В процессе становления и эволюции мезопаразитов можно выделить несколько характерных (основных) этапов. Так, на первом этапе происходит закрепление гипотетического эктопаразитического предка на теле хозяина и переход к постоянному существованию и питанию на последнем, в результате чего появляются формы, подобные *Melinnacheres* и *Nicorhiza*. В течение следующего этапа паразит начинает проникать в глубь организма хозяина и одновременно имеет место дифференциация отделов тела самого паразита: происходит формирование первичной неразветвленной эндосомы и эктосомы, в которой к этому моменту концентрируется половая система. Наконец, последний этап эволюции мезопаразитов характеризуется образованием сильно разветвленной эндосомы, зачастую принимающей вид действительно корневой системы, и окончательной функциональной специализацией новообразованных отделов тела паразита: эктосомы, стебелька и эндосомы. У корнеголовых наблюдается дальнейшая эволюция мезопаразитических отношений. Они приобрели дополнитель-

ную стадию развития (кентрогон) и способность к метаморфозу, что позволило им не только избежать прямого воздействия внешней среды на большей части паразитического «отрезка» их жизненного цикла, но и практически полностью использовать ресурсы чужого организма. В то же время они отказываются от постоянного присутствия эктосомы во внешней среде. Она образуется только тогда, когда интерна уже накопила необходимое для размножения количество энергии.

Если рассматривать эволюционный потенциал экто-, мезо- и эндопаразитизма, то можно отметить следующее.

Практически все эктопаразиты имеют потенциальную возможность эволюционировать в направлении усиления (углубления) степени взаимодействия с хозяином, что может в конечном счете привести к появлению мезо- либо эндопаразитических форм. Следовательно, эктопаразитизм можно рассматривать как первый, начальный этап формирования паразито-хозяинных отношений. Косвенным подтверждением чему служит тот факт, что среди эктопаразитов мы практически не находим форм, претерпевших такие морфо-функциональные изменения, после которых дальнейшая эволюция представляется весьма мало реальной. Эктопаразитов, таким образом, можно назвать открытой в плане дальнейшей эволюции группой.

Совершенно иную стратегию эволюции взаимоотношений и освоения организма хозяина как среды обитания мы наблюдаем у эндо- и мезопаразитов. После начального становления и стабилизации паразитических отношений с хозяином, который обычно характеризуется относительно слабыми морфологическими и физиологическими изменениями в организме паразита, начинается процесс активного освоения организма хозяина. На этом этапе происходят заселение паразитом все большего числа микроиш, предоставляемых хозяином, проникновение паразита все дальше в глубь организма хозяина, постепенная утрата прямой связи с внешней средой на большей части жизненного цикла, морфологические и анатомические изменения, адаптация к физиологии хозяина и нейтрализация его защитных реакций. Конечным этапом такого эволюционного пути является образование чрезвычайно высокоспециализированного вида паразита.

И если на этом пути эндопаразиты имеют достаточно много направлений для эволюции, то мезопаразиты оказываются жестко привязаны к покровам хозяина. Их морфологическое и функциональное деление тела (т. е. их специализация) заходит настолько далеко, что, казалось бы, логичный переход к настоящему эндопаразитизму оказывается для них абсолютно недостижим. Даже чрезвычайно специализированные корнеголовые все равно вынуждены выносить экстерну во внешнюю среду.

Список литературы

- Гусев А. В. Класс Monogenea // Определитель паразитов пресноводных рыб. Т. 2. Наука, 1985. 424 с.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Учпедгиз, 1941. 286 с.
- Фейзуллаев Н. А. Новое паразитологическое понятие // Зоол. журн. 1971. Т. 5, вып. 5. С. 429—440.
- Bresciani J., Lutzen J. The anatomy of a parasitic copepod, *Saccopsis steenstrupi* n. sp. // Crustacea. 1961. Vol. 3. P. 9—23.
- Bresciani J., Lutzen J. *Melinnacheres ergasiloides* M. Sars, a parasitic copepod of the polychaete *Melinna cristata*, with notes on multiple infections caused by annelidicolous copepods // *Ophelia*. 1975. N 13. P. 31—41.
- Gotto R. V., Leahy Y. A new annelidicolous copepod, *Cyclorhiza megalova* n. sp., with comments on its functional biology and possible phylogenetic relationship // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 167/168. P. 533—538.
- Hansen H. J. The Choniostomatidae. A family of copepoda, parasites on crustacea malacostraca. Copenhagen, 1897. 206 p.
- Hoeg J., Lutzen J. Crustacea Rhizocephala // *Marine Invert. of Scandinavia*. 1985. Vol. 6. 92 p.
- Kabata Z. Parasitic Copepoda of British fishes. The Ray society, 1979. 468 p.
- Kabata Z. Parasites — their word and ours // *Proceedings of the Fifth International Congress of Parasitology*. 1982. P. 203—212.

- Leigh-Sharpe W. H. The Herpyllobiidae. A family of copepoda parasitic on polynoid worms // *Parasitology*. 1926. Vol. 18. P. 269—276.
- Lincoln R. J., Boxshall G. A. Deep-sea asellote isopods of the north-east Atlantic: the family Dendrotonidae and some new ectoparasitic copepods // *Zool. Journ. Linnean Soc.* 1983. Vol. 79. P. 297—318.
- Lutzen J. A revision of the family Herpyllobiidae (parasitic copepods) with notes on host and distribution // *Ophelia*. 1964. Vol. 1, N 2. P. 241—274.
- Lutzen J. The anatomy of the family Herpyllobiidae (parasitic copepods) // *Ophelia*. 1966. Vol. 3. P. 45—64.

ЗИН РАН, С.-Петербург, 199034

Поступила 20.09.2000

PECULIARITIES OF PARASITISM IN THE COPEPODA AND RHIZOCEPHALA

A. V. Marchenkov

Key words: Symbiotic crustaceans, parasitic crustaceans, mesoparasitism, invertebrate hosts.

SUMMARY

In the parasitology it is accepted to subdivide the parasites into two categories based on their spatial relations with the organism of a host. To first category — ectoparasites — includes organisms, which live «on external covers, on a skin, on gills». To the second category — endoparasites — includes organisms living «in internal cavities, tissues and cells of the host» (Dogiel, 1941).

Feizullaev (1971) offered the third category — mesoparasites — where he placed «the parasites inhabiting places, which are connected to cavities being open to external environment». According to him the places are oral, nasal, eye cavity, cloaca etc.

Since some parasitic copepods living in certain kind of interrelation with a host can be referred neither to ectoparasites nor to endoparasites, the author offers these following criteria for the mesoparasitism definition.

1. Morphological and anatomic subdivision of the body of the parasite into two main parts: ectosoma located in the external environment (environment of the second order) and endosoma located inside the organism of the host (environment of the first order).

2. Functional subdivision of parasite body into two parts: endosoma which performs the trophic function and ectosoma with genital organs performs the reproduction function.

3. Existence of the parasite on the border of two environments (of the first and second order) which have an influence on parasite directly and simultaneously.

The mesoparasites are known among the parasitic Copepoda and Rhizocephala only. As for the copepods all members of the family Herpyllobiidae may be placed in this category; the members of the families Phyllocolidae and Chitonophilidae may be also included in it, albeit tentatively (because their anatomy has not yet been adequately studied), as well as five genera of the family Nicotoidae (*Aspidocia*, *Cephalorhiza*, *Diexanthema*, *Nicorhiza* and *Rhizorhina*), and *Bradophyla pigmaea*.